Aula 6

TETRÁPODES: ORIGEM E EVOLUÇÃO

META

A presente aula tem por meta caracterizar os primeiros tetrápodes e o período em que se originaram.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

reconhecer as principais características dos primeiros tetrápodes e as possíveis pressões que contribuíram para que esses animais passassem do ambiente aquático para o terrestre.

PRÉ-REQUISITOS

Conhecer as características gerais dos grupos de vertebrados abordadas na disciplina Anatomia Comparada dos Cordados.

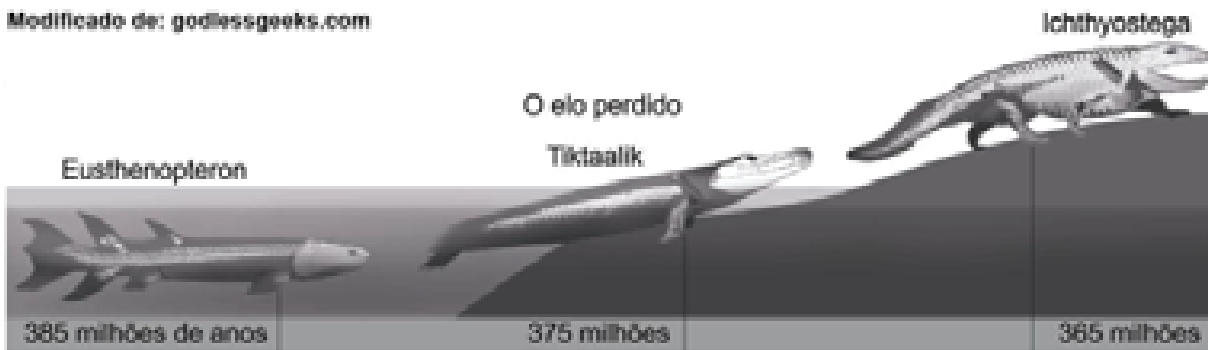
INTRODUÇÃO

Até agora abordamos características de organismos aquáticos como os protocordados e os vários grupos de peixes. Porém, no final do período Devoniano, há mais ou menos 360 milhões de anos, os vertebrados deram um grande passo evolutivo, com alguns de seus representantes, os tetrápodes, chegando ao ambiente terrestre.

O termo tetrápode é adotado para todos os vertebrados que possuem apêndices pares (peitorais e pélvicos) modificados em membros e que apresentam cintura peitoral não fusionada ao crânio. Estão incluídos também neste grupo, vertebrados cujo ancestral direto apresentava essas características, mas que derivaram em formas ápodas, como é o caso das serpentes, cobras-cegas e cobras-de-duas-cabeças.

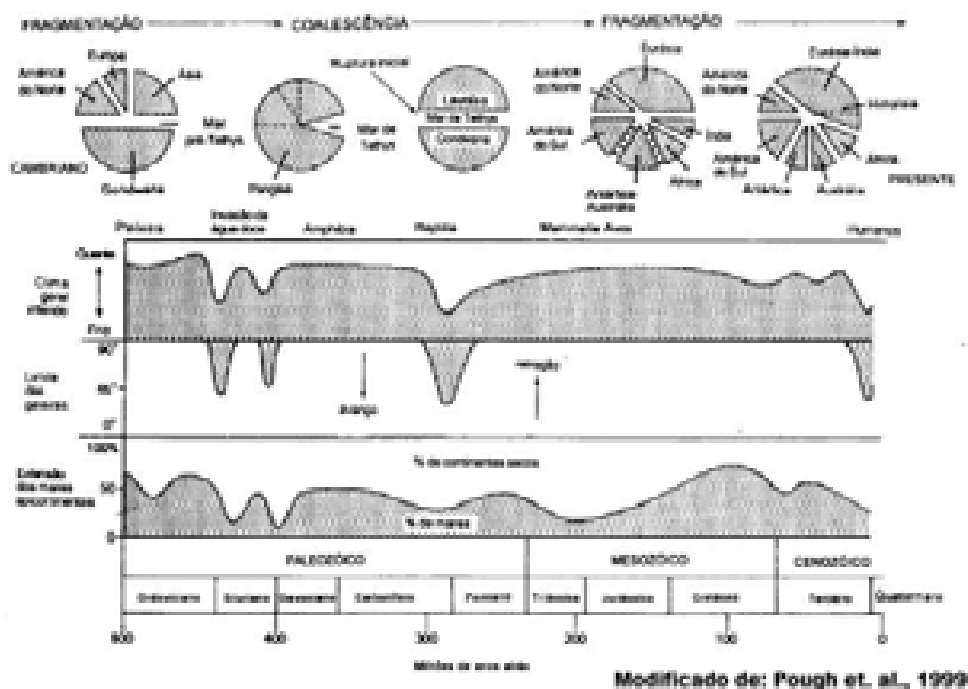
O período Devoniano caracteriza-se por alternância de climas secos e inundações e pela formação das primeiras florestas, que contribuíram para a redução dos níveis do CO_2 atmosférico e da temperatura. Um grande número de artrópodes já estava presente servindo, possivelmente, como fonte de alimento para os primeiros tetrápodes. Neste período vários grupos de peixes agnatos e gnatostomados, incluindo os Sarcopterygii, grupo que originou os primeiros tetrápodes, se diversificaram. Alguns dos representantes deste último grupo (formas primariamente aquáticas) desenvolveram duas características importantes para a evolução subseqüente da vida na terra: pulmões e membros locomotores.

Como vimos na disciplina Anatomia Comparada dos Cordados, várias modificações anatômicas e fisiológicas foram necessárias para o sucesso neste novo ambiente. O suporte estrutural do corpo e o peso, em um ambiente terrestre, foram os principais obstáculos a serem transpostos. Formas de locomoção, até então não utilizadas, foram estabelecidas, bem como novas estratégias de reprodução, obtenção do alimento, percepção dos estímulos ambientais e manutenção do balanço hídrico.

Neste capítulo tentaremos recriar o possível panorama por meio do qual os primeiros tetrápodes evoluíram, além de apresentar algumas das teorias sobre a possível origem deste grupo. Uma breve caracterização dos principais fósseis desta transição água-terra também será abordada. Dessa forma, os representantes dos tetrápodes viventes (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) serão trabalhados nos capítulos seguintes.

Tetrápodes: caminhando rumo a terra.

A TERRA NO CONTEXTO DA EVOLUÇÃO DOS VERTEBRADOS

Como já comentado em outros capítulos, grandes mudanças ocorreram na Terra desde a origem dos vertebrados, no Paleozóico Inferior (há mais ou menos 500 milhões de anos), afetando direta e indiretamente a evolução destes organismos. Movimentos de massas têm sido um acontecimento característico na história da Terra, e um padrão simples é encontrado durante a evolução dos vertebrados (fragmentação–coalescência–fragmentação). Uma boa compreensão da seqüência de alterações nas posições dos continentes, bem como do significado dessas mudanças em termos de clima e intercâmbio de faunas é de suma importância para o entendimento da história evolutiva dos vertebrados. Aqui apresentaremos, de forma bastante simplificada, algumas das alterações na posição dos continentes, mas recomendamos, para aqueles que desejarem saber um pouco mais a respeito do assunto, a leitura de livros especializados em áreas como geologia e evolução, que tratam de forma mais completa sobre este assunto.

Há pouco mais de 300 milhões de anos, houve a formação do continente Pangéia, grande massa de terra originada da junção de todos os continentes. Foi neste período que os primeiros vertebrados terrestres se originaram. Esta única e grande massa continental persistiu e derivou para o norte, começando a se fragmentar há mais ou menos 150 milhões de anos. A separação ocorreu em dois estágios, primeiro dividindo-se em Laurásia, ao norte, e Gondwana, ao sul e, então, em uma série de unidades que derivaram e tornaram-se os atuais continentes que conhecemos.

Dinâmica das massas de terra durante o período de evolução dos vertebrados.

Os movimentos dos continentes, também chamado de deriva continental, tiveram efeitos importantes em muitos fenômenos significativos à evolução dos vertebrados. No início da Era Paleozóica, boa parte da Pangéia localizava-se na linha do equador, persistindo ali até a metade da Era Mesozóica. A radiação solar neste local é mais intensa, e os climas equatoriais são, conseqüentemente, mais quentes. Durante a Era Paleozóica e boa parte da Era Mesozóica, grandes áreas de terra apresentavam condições tropicais quando os vertebrados terrestres surgiram. Ao final da Era Mesozóica, a maior parte da massa de terra havia se movimentado para fora das regiões equatoriais e, quase todos os climas nos hemisférios Sul e Norte, eram então temperados, ao invés de tropicais.

O nível dos continentes e dos mares podem também influenciar os climas. Uma das características da água é a grande capacidade de absorção e liberação de calor, em resposta as oscilações na temperatura do ambiente. Áreas terrestres próximas a corpos d'água normalmente apresentam climas marítimos – não ficam muito quentes no verão ou muito frias no inverno e geralmente são úmidas devido à água que evapora do mar e cai como chuva na terra. Já os climas continentais que caracterizam áreas terrestres distantes do mar, usualmente são secos, com invernos frios e verões quentes.

Além de modificar o clima, a deriva continental contribui para o estabelecimento, bem como para a interrupção de conexões terrestres entre os continentes. O isolamento de distintas linhagens de vertebrados em diferentes massas de terra levou à evolução, independente de tipos similares de organismos.

DEVONIANO

Antes de começarmos a falar dos primeiros tetrápodes vamos retornar no tempo, ao período conhecido como Devoniano. O termo Devoniano foi definido em 1839 por **Adam Sedgwick** e **Roderick Murchison** para designar a seqüência sedimentar marinha presente entre as rochas silurianas e as carboníferas da região de Cornwall e Devon, condados do sudoeste da Inglaterra. Acredito que você tenha notado que o termo Devoniano é uma alusão ao condado inglês de Devon, onde as rochas representativas desse período geológico foram primeiramente encontradas. Este período é conhecido também como a idade dos peixes, pela explosiva evolução dos animais aquáticos durante esta fase.

Adam Sedgwick

(1785 - 1873) - geólogo britânico nascido em Dent, Yorkshire, England, historicamente responsável pelas bases científicas da Geologia. Como pesquisador e professor de geologia na University of Cambridge, seu campo de estudos restringiu-se às ilhas britânicas e ao continente europeu, mas escreveu inúmeros artigos, entre eles, o famoso On the Silurian and Cambrian Systems (1835). Desenvolveu trabalhos com outros famosos geologistas como Roderick Impey Murchison, na Escócia (1827) e em Devonshire (1839). Teve como seu assistente (1831) um jovem, recém graduado em Cambridge, chamado Charles Darwin (1831).

Adam Sedgwick (esquerda) e Roderick Murchison (direita).

O Devoniano é o quarto dos seis períodos geológicos em que se divide a Era Paleozóica. Este período foi posterior ao Siluriano e anterior ao Carbonífero, como já colocado anteriormente. Teve seu início há 408 milhões de anos atrás durando, aproximadamente, 48 milhões de anos.

ERA	PERÍODO	MILHÕES DE ANOS	EVOLUÇÃO BIOLÓGICA
PALEOZÓICO	Permiano	245	Aparecimento dos hexacoraliários Extinção das trilobites, tetracoralitários, goniatites, etc. Aparecimento dos holósteos
	Carbonífero	290	Aparecimento dos répteis Últimos graptolitos
	Devoniano	363	Aparecimento dos anfíbios Primeiras gimnospérmas Primeiros amonóides
	Siluriano	409	Últimos graptolóides Primeiras plantas e animais terrestres Primeiros peixes
	Ordoviciano	439	Primeiros nautilóides
	Câmbriano	510 544	Primeiros graptolitos Primeiros agnatas Primeiros metazoários com esqueleto externo (trilobites, braquiópodes, equinodermes, moluscos, etc.)

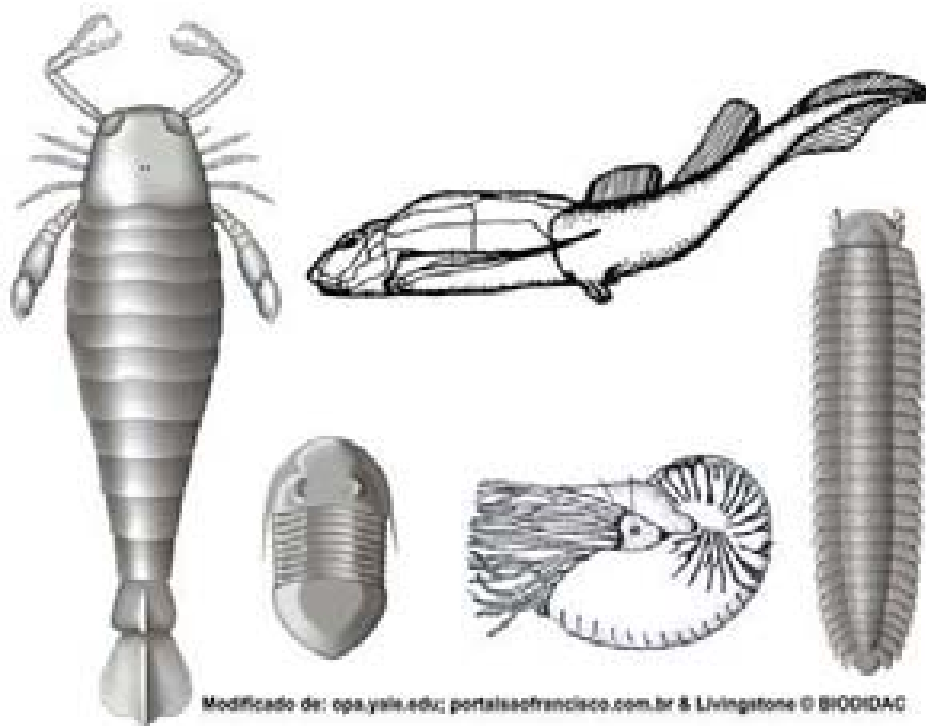
Principais acontecimentos da Era Paleozóica.

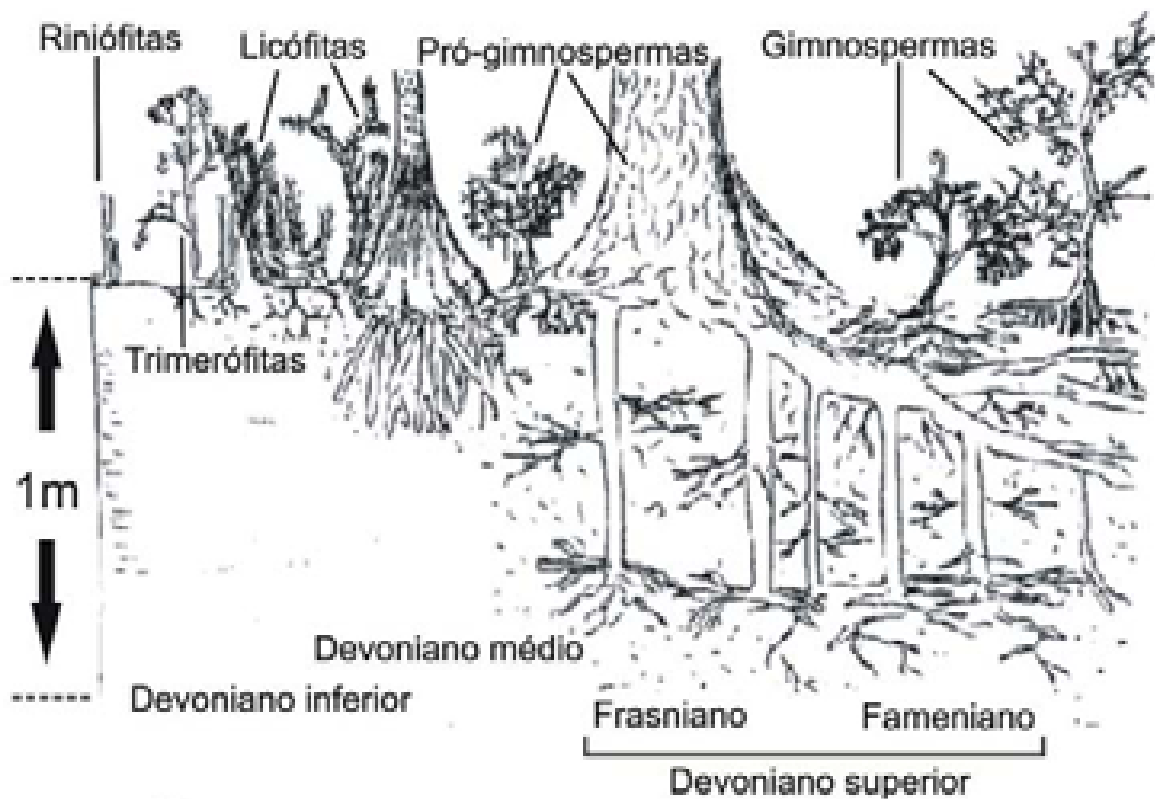
Neste período a Terra era muito diferente da atual: um gigantesco continente se localizava no hemisfério sul e outras porções de terra se encontravam nas regiões equatoriais. A Sibéria se achava separada da Europa por um oceano. Durante o período, houve a colisão dos continentes europeu e norte-americano, e muitas regiões sofreram intenso vulcanismo e movimentos sísmicos.

Roderick Murchison

(1792 - 1871) - geólogo britânico nascido em Tarradale, Ross-shire, Escócia. De família rica e inicialmente um militar, aderiu ao estudo da geologia e conduziu estudos de campo no País de Gales, na Alemanha e na Rússia. Manteve, por muitos anos, uma declarada disputa com Adam Sedgwick acerca dos limites bioestratigráficos entre o Cambriano e o Siluriano, com quem criou e nomeou o período Devoniano. Chefiou o Geological Survey do United Kingdom (1825) e depois a Royal Geographical Society. Na Geological Society passou cinco anos pesquisando na Escócia, França e nos Alpes, em colaboração com Adam Sedgwick e outros geólogos britânicos.

Posição dos continentes durante o Período Devoniano.

O período Devoniano é caracterizado por uma grande diversificação da fauna e da flora. Entre os invertebrados marinhos, os braquiópodes se multiplicaram. Os moluscos evoluíram e surgiram certos cefalópodes hoje extintos. Tornaram-se abundantes os corais e similares, enquanto muitos tipos de peixes primitivos apareceram e proliferaram na água doce e salgada. No meio terrestre, milípedes e escorpiões eram abundantes, estando presentes também, os colêmbolos e ácaros. Não existiam insetos voadores ou herbívoros.

Alguns representantes da fauna do Período Devoniano.

Uma substancial diversidade de plantas e invertebrados nos ambientes terrestres também estava presente no Devoniano inferior. Desta forma, o palco para receber os primeiros vertebrados terrestres (tetrápodes), no Devoniano Superior, já estava estabelecido. A vegetação, modesta no início do período, desenvolveu-se gradativamente e apareceram, no Devoniano Médio, as primeiras florestas. A flora do período foi, no entanto, relativamente pobre em comparação a do Carbonífero. As primeiras plantas pertenciam a grupos primitivos, tais como os das cavalinhas, musgos e fetos.

Estrutura das raízes de algumas plantas que ocorreram durante o Devoniano Inferior, Médio e Superior.

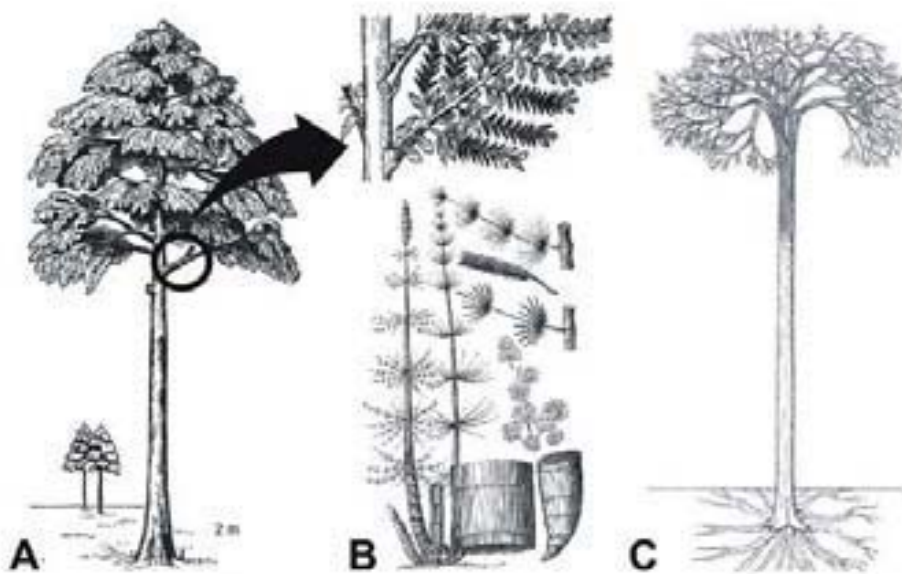
A evolução das plantas no meio terrestre teve grande importância para a formação dos solos, que aprisionaram grandes quantidades de dióxido de carbono, na forma de carbonato mineral, provenientes da atmosfera. Contribuiu também para mudanças no clima representado pelo resfriamento da Terra. Provavelmente a formação dos solos deve ter acelerado a decomposição das rochas subjacentes à medida que as raízes das plantas as penetravam. Secreções orgânicas e a decomposição de material vegetal morto devem ter levado à dissolução dos minerais das rochas.

Problemas para o estabelecimento do meio terrestre não foram exclusividade dos animais. As plantas também tiveram que enfrentar suas próprias dificuldades durante a fase de transição água-terra. As primeiras plantas terrestres eram pequenas e simples, muito parecidas com a fase

produtora de esporos de algumas formas primitivas viventes, tais como os musgos. Respostas adaptativas à vida em um ambiente terrestre incluíram a evolução de uma superfície externa impermeável (para impedir a perda de água), de tubos internos, condutores de água e de órgão produtores de esporos para a reprodução.

Apesar do aumento de complexidade dos ecossistemas terrestres durante o Devoniano Inferior e Médio, aparentemente as teias alimentares se mantiveram relativamente simples. Não existem evidências de que os invertebrados neste período fossem primariamente herbívoros, alimentando-se de plantas vivas. A hipótese mais provável é a de que se tratava de formas detritivas, consumindo matéria vegetal morta e fungos. Isso, por sua vez, poderia reciclar os nutrientes das plantas para o solo.

O aparecimento das plantas vasculares tornou possível o aumento, em altura, da vegetação, uma vez que as mesmas possuem especializações para o transporte de água do local de sua captação para outros. Durante o Devoniano Médio estas plantas provavelmente atingiram alturas de até dois metros, e o dossel que criaram deve ter modificado as condições microclimáticas sobre o solo. Formas semelhantes a árvores evoluíram independentemente entre diversas linhagens antigas de plantas e, durante o Devoniano Médio, existiram comunidades florestais estratificadas, consistindo de plantas com diferentes alturas. A vida dessas plantas era limitada a lugares úmidos, como as margens de riachos, rios e lagos, além de áreas baixas.

Durante o Devoniano Superior surgiram plantas com folhas grandes, coincidindo provavelmente com a queda dos níveis do dióxido de carbono atmosférico. Folhas maiores podem conter mais estômatos, captando assim o dióxido de carbono mais facilmente. Neste período houve a disseminação das florestas da pró-gimnosperma (planta primitiva com sementes) *Archaeopteris* que possuía grande porte, com troncos com até um metro de diâmetro, alcançando altura de pelo menos 10 m. As espécies do gênero *Archaeopteris* em geral emitiam ramos horizontais que apresentavam folhas, dessa forma várias destas árvores poderiam ter criado um chão sombreado em florestas de áreas baixas. Cavalinhas (*Calamites*) com vários metros de altura estavam também presentes, além de muitas espécies de licófitas gigantes.

Exemplos de plantas do Período Devoniano: A – *Archaeopteris*, B – *Calimites* (cavalinhas) e C – licófita gigante.

Traçado o provável panorama pelo qual os Tetrapoda surgiram, passaremos agora às características gerais que definem o grupo e às prováveis teorias sobre a sua origem.

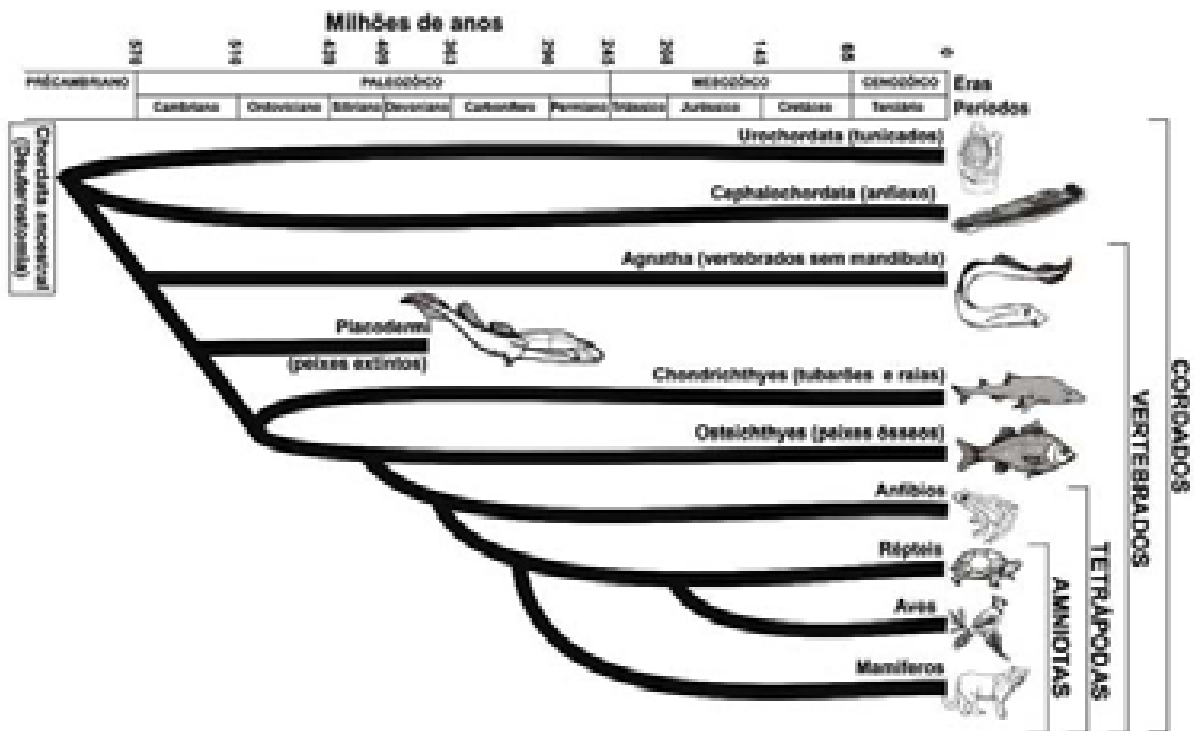
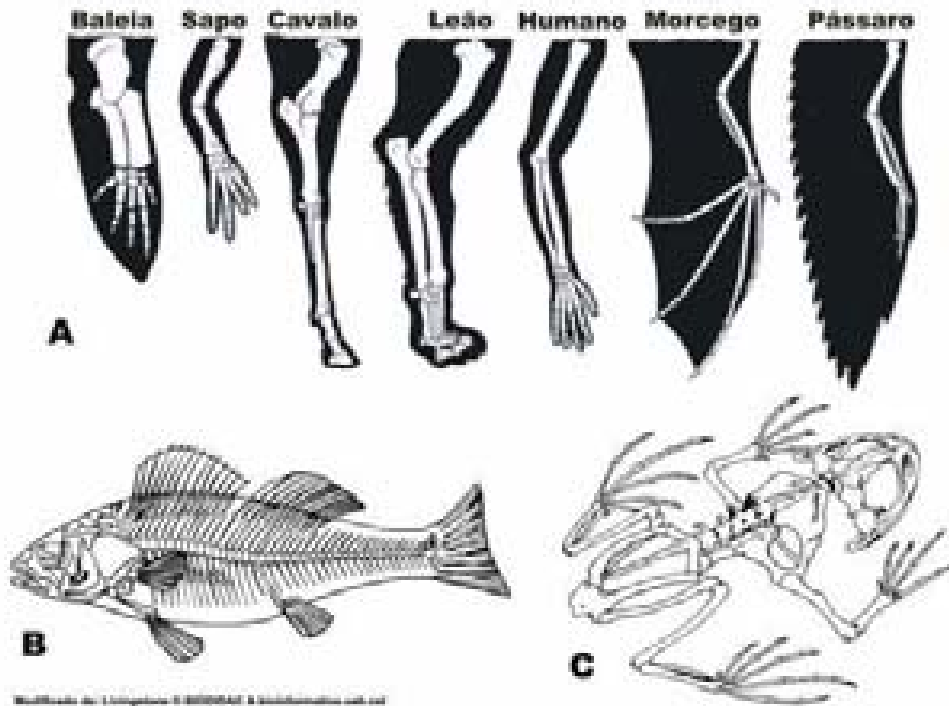



Figura 10. Cladograma simplificado dos grupos de cordados, evidenciando o período em que apareceram.

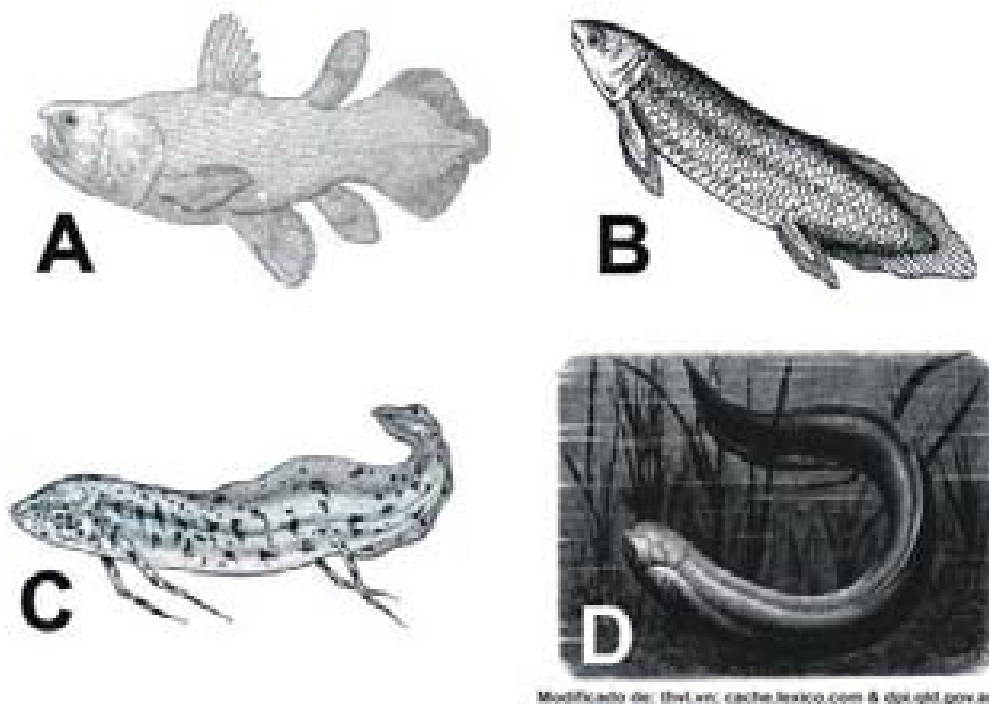
QUAIS SERIAM AS SINAPOMORFIAS QUE DEFINEM UM TETRAPODA?

O termo Tetrapoda deriva do grego tetra – quatro e podos – pés. Os representantes da superclasse Tetrapoda são caracterizados pela presença de apêndices pares (peitorais e pélvicos) distintos e modificados em membros (e.g. pernas, asas), em geral, especializados para o ambiente terrestre, mas é possível encontrar formas adaptadas ao meio aquático, como em cetáceos (baleias e golfinhos), sirênios (peixe-boi), alguns carnívoros (focas, leões marinhos), tartarugas marinhas, dentre outros. A porção proximal dos apêndices apresenta osso único (úmero; fêmur) e dois ossos na porção distal (rádio e ulna; tíbia e fíbula), podendo haver a fusão desses últimos em algumas formas (e.g. Anura). A cintura peitoral não se liga ao crânio como observado nos Osteichthyes.

Anatomia comparada dos ossos que compõem os membros anteriores de alguns vertebrados (A); esqueleto de um peixe ósseo (B); esqueleto de um anfíbio anuro (C).

Fazem parte também do grupo vertebrados cujo ancestral direto apresentava essas características, mas que derivaram em formas ápodas, como é o caso das serpentes, cobras-cegas e cobras-de-duas-cabeças.

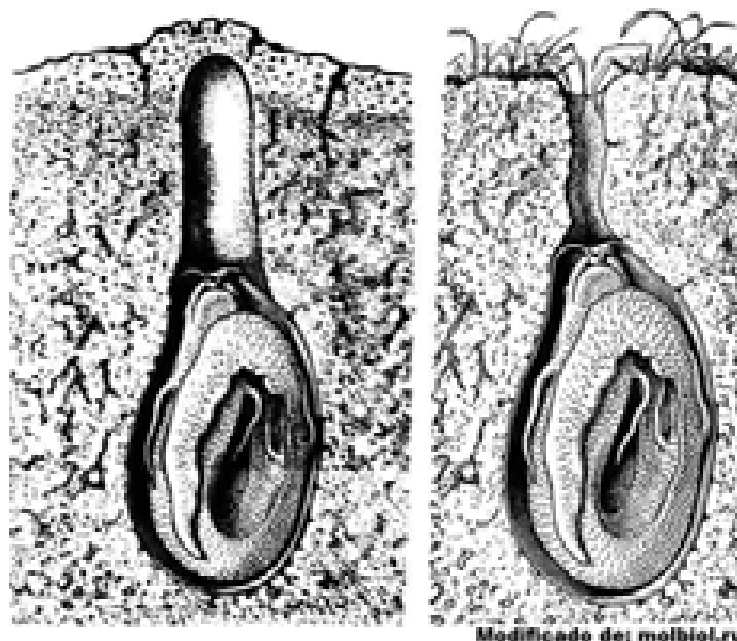
Representantes de tetrápodes ápodas: cobra-cega (A), cobra-de-duas-cabeças (B) e serpente (C).

ORIGEM DOS TETRAPODA

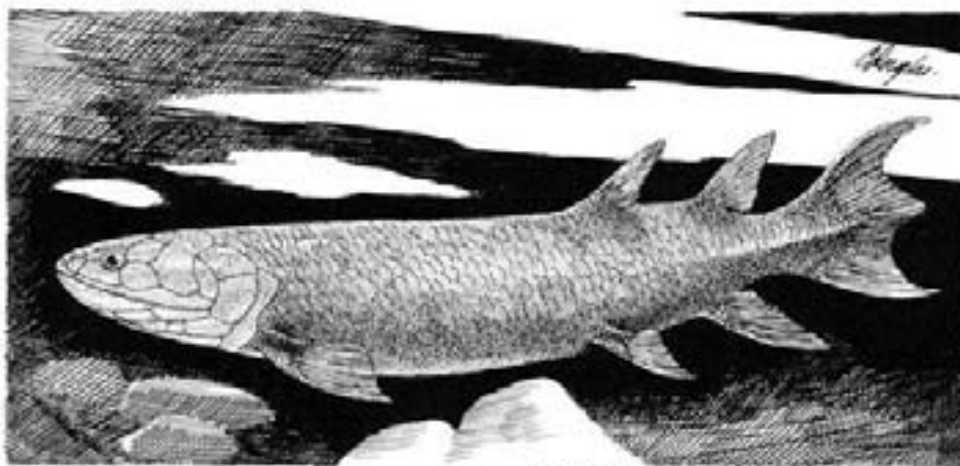
Os tetrápodes se originaram dos Sarcopterygii (peixes de nadadeiras lobadas), que estão representados hoje por seis espécies de Dipnoi (peixes pulmonados) e duas de Actinistia (celacantos). Os Sarcopterygii foram bem abundantes no Devoniano, reduzindo seu número no final das Eras Paleozóica e Mesozóica. Os Dipnoi são representados pelos gêneros Neoceratodus (Austrália), *Lepidosiren* (América do Sul) e *Protopterus* (África) e os Actinistia por *Latimeria* (águas de 100 a 300 metros do leste africano e Indonésia Central).

Alguns representantes de Sarcopterygii: *Latimeria chalumnae* (A), *Neoceratodus forsteri* (B), *Protopterus annectens* (C) e *Lepidosiren paradoxa* (D).

O uso dos apêndices peitorais e pélvicos apoiados no substrato para o deslocamento (andar) já foi registrado para *Neoceratodus forsteri*. Diferente dos Dipnoi viventes, os celacantos não utilizam seus apêndices pareados como propulsores para andar no chão. Porém, durante a natação, os apêndices peitorais e pélvicos movimentam-se na mesma seqüência que os membros dos tetrápodes se movem.

Os gêneros *Lepidosiren* e *Protopterus* apresentam brânquias pequenas, incapazes de captar sozinhas, o oxigênio necessário à vida desses organismos. Dessa forma, esses animais podem até se afogar caso não consigam utilizar seus pulmões para respirar o ar. Mas as brânquias têm grande importância na eliminação do CO_2.

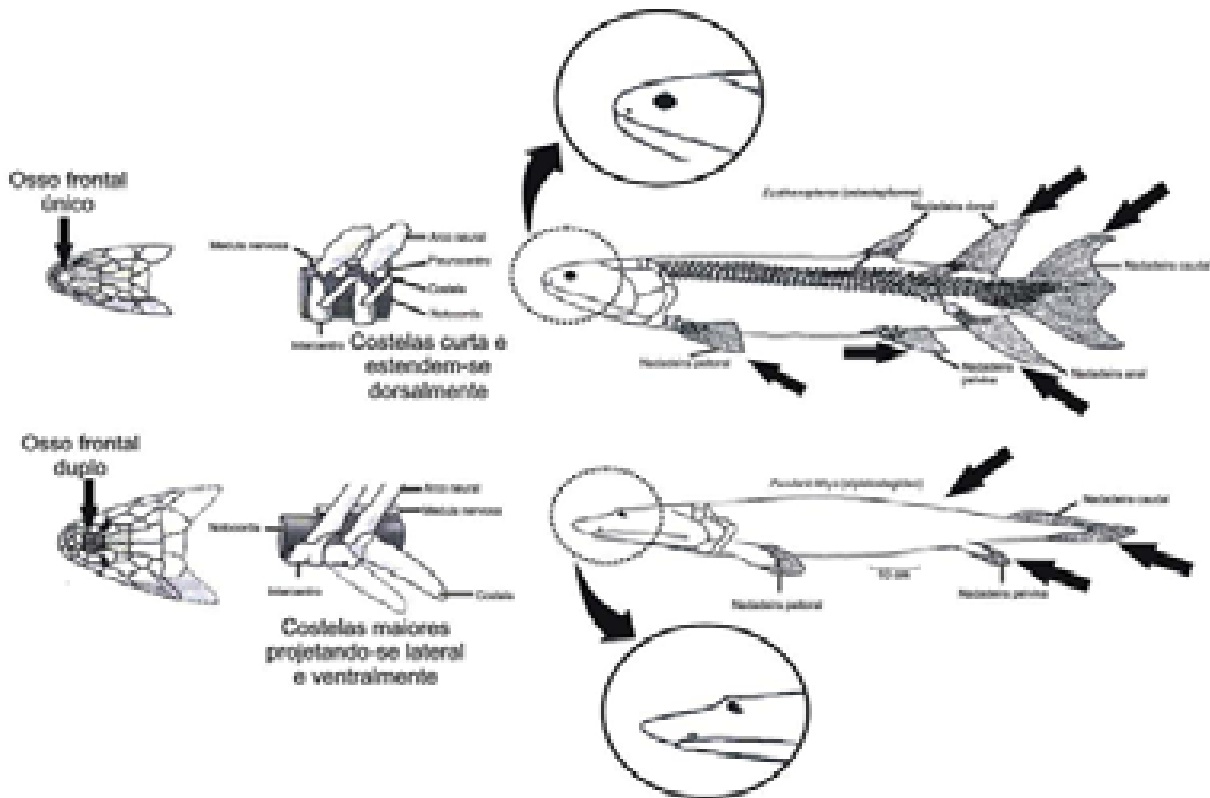
Os peixes pulmonados africanos vivem em locais sujeitos a inundações no período chuvoso, mas que secam durante a estiagem. Na estação chuvosa esses peixes aproveitam para se alimentarem bastante, crescendo rapidamente. Já na seca, quando as águas diminuem, esses organismos escavam na lama colunas verticais que terminam em uma grande câmara. Na fase de estiagem, o peixe torna-se cada vez mais letárgico e capta o ar através da abertura da câmara. Quando a câmara seca, o animal se curva em "U", com a cauda sobre os olhos e secreções mucosas se condensam e secam, formando um envoltório protetor sobre o corpo. Fica apenas uma abertura próxima à boca que permite a respiração. Durante o período de estivação o animal consome grande massa de proteínas musculares. Com o retorno das chuvas, o peixe torna-se ativo, alimentando-se vorazmente para reposição da massa perdida.

Protopterus annectens em câmara escavada durante o período de estiagem.

Dentre os Sarcopterygii, os Dipnoi são considerados os mais aparentados ao grupo conhecido como Tetrapoda. Você pode até pensar que isso é meio lógico. O que mais poderia se esperar de um ancestral de um proto-tetrápoda, do que ser um peixe que respira ar? Porém, o celacanto, logo após a sua descoberta, foi considerado o membro sobrevivente do grupo ancestral dos tetrápodes. A justificativa para isso é que alguns pesquisadores consideravam os peixes pulmonados muito especializados e que suas aparentes similaridades com os tetrápodes (tais como narinas internas) pareciam ter evoluído de forma independente. Porém, os celacantos são primitivos em um número de características e também têm muitas de suas próprias especializações (e.g. eles converteram o pulmão original dos peixes ósseos em uma bexiga natatória), que os distanciam dos primeiros tetrápodes.

Entre os Dipnoi os osteolepiformes e elpistostegídeos estão entre os grupos mais aparentados aos Tetrapoda. Os peixes Osteolepiformes (e.g. *Eusthenopteron*) possuíam forma cilíndrica, cabeça grande, escamas espessas e aparentemente eram predadores de águas rasas. Vários osteolepiformes lembravam tetrápodes primitivos em razão da presença de vértebras pareadas crescentes e dentes com dobramento labirintiforme do esmalte.

Reconstituição de *Eusthenopteron foordi*.

O grupo irmão mais provável dos Tetrapoda é uma linhagem de osteolepiformes, definida recentemente, que data do final do Devoniano, chamada de Elpistostegidae (conhecida anteriormente por Panderichthydae), que inclui os gêneros Panderichthys e Elpistostege.

Reconstituição de um *Panderichthys* sp.

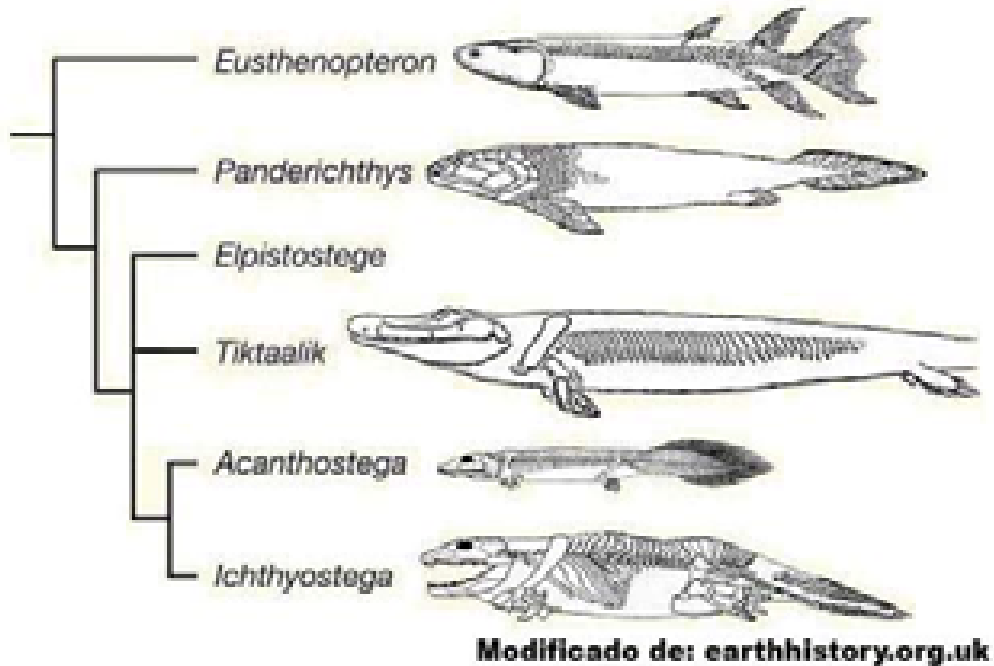
Os elpistostegídeos possuíam especializações para a vida em águas rasas, como olhos no topo da cabeça. Seus corpos e cabeças eram achatados dorso-ventralmente e seus focinhos eram longos, muito similares à condição dos primeiros tetrápodes. Suas nadadeiras dorsais e anal foram perdidas, e a caudal sofreu grande redução. Além disso, os elpistostegídeos e os tetrápodes compartilham caracteres derivados, como ossos frontais pareados distintamente e costelas projetadas ventralmente, a partir da coluna vertebral, enquanto nos demais osteolepiformes o osso frontal é único e as costelas projetadas dorsalmente.

Comparação entre um *Eusthenopteron* (acima) e *Panderichthys* (abaixo).

O *Tiktaalik roseae*, elpistostegídeo descrito recentemente, é considerado um elo entre os peixes e os vertebrados terrestres. Vários espécimes têm sido encontrados em sedimentos que datam do final do Devoniano, da ilha de Ellesmere em Nunavut, no Ártico, Canadá. O corpo desses animais era achatado dorso-ventralmente, semelhante ao observado nos atuais crocodilianos, e seus crânios chegavam a 20 cm de comprimento. O corpo era coberto por escamas ósseas rômbicas, e as nadadeiras peitorais já eram próximas a um membro anterior tetrapoda. A nadadeira apresentava um esqueleto interno robusto, porém com aspecto franjado, com raios no lugar dos dígitos. A forma do esqueleto da nadadeira e cintura peitoral é intermediária entre os peixes osteolepiformes e os tetrápodes, o que sugere que *Panderichthys* estava começando a andar, mas talvez em águas rasas, em vez da terra.

Reconstituição de um *Tiktaalik roseae*.

Panderichthys viveu há aproximadamente 385 milhões de anos, no final do Devoniano Médio, já os tetrápodes mais famosos, *Achanthostega* e *Ichthyostega*, estiveram presentes há 365 milhões de anos, correspondendo ao final do período Devoniano. Os fragmentos de *Tiktaalik roseae* datam de 376 milhões de anos, estreitando o período entre estas formas em quase 10 milhões de anos.

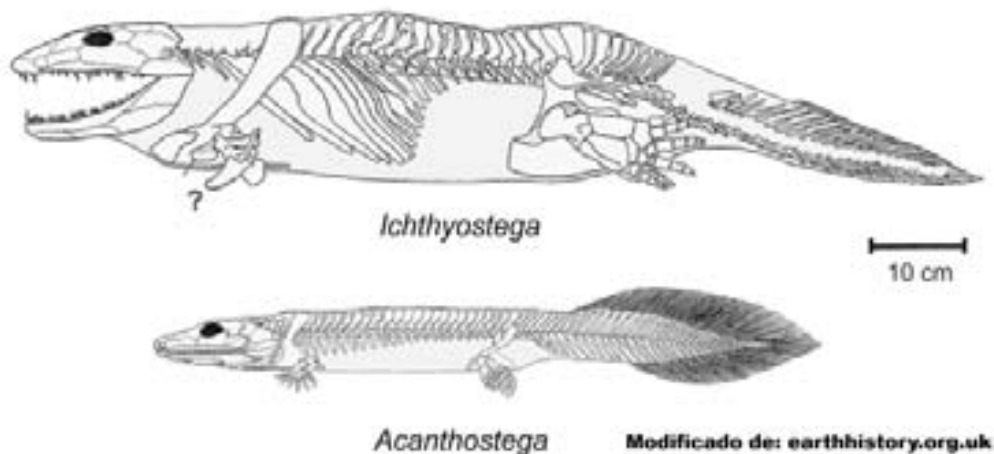
Em alguns aspectos, *Tiktaalik* e *Panderichthys* são considerados peixes relativamente simples: eles possuem nadadeiras pélvicas pequenas, seus apêndices pares são providos de raios e têm arcos branquiais bem desenvolvidos, sugerindo que estes animais permaneciam a maior parte do tempo na água. Por outro lado, o *Tiktaalik* é considerado mais próximo dos Tetrapoda do que *Panderichthys*. A cobertura óssea das brânquias desapareceu em *Tiktaalik*, e no crânio é possível verificar um longo focinho. Estas mudanças

estão provavelmente relacionadas com a respiração e a alimentação, que estão ligadas em peixes, uma vez que os movimentos utilizados para ventilação branquial também podem ser usados para sugar o alimento na boca. Um maior comprimento do focinho sugere uma mudança da sucção para outros métodos de apreensão de presas, enquanto que a perda dos ossos que cobriam as brânquias está provavelmente relacionada à redução do fluxo de água através das câmaras branquiais. As costelas também parecem ser maiores em *Tiktaalik*, o que pode significar uma maior capacidade de suporte do corpo fora da água.

Hipótese filogenética da origem dos tetrápodes.

Dois aspectos da anatomia de *Tiktaalik* dizem respeito à origem de novas estruturas nos tetrápodes: as orelhas e os membros. A orelha média dos tetrápodes é uma estrutura derivada do espiráculo dos peixes e do osso hiomandibular. *Panderichthys* possui um espiráculo alargado, interpretado como entradas de ar ou de água, e um hiomandibular encurtado. *Tiktaalik* mostra uma condição quase idêntica, mas com um espiráculo relativamente mais estreito, indicando que esta morfologia também é genuinamente de transição. A nadadeira peitoral do *Tiktaalik* possuía adaptações para flexioná-la suavemente para cima, exatamente como seria se a nadadeira estivesse sendo usada para sustentar o animal sobre o substrato. Com certeza as formas corporais de elpistostegídeos como *Tiktaalik* e *Panderichthys* representam passos concretos do caminho da água para a terra.

Figura 20. A conquista do ambiente terrestre pelos tetrápodes.

OS TETRAPODA DO DEVONIANO

Como já relatado, os primeiros Tetrapoda são representados por formas que ocorreram no final do Devoniano. Entre os mais conhecidos estão Acanthostega e Ichthyostega, porém algumas características de outros tetrápodes, deste período, também serão abordadas neste capítulo.

Reconstituição dos esqueletos de *Acanthostega* e *Ichthyostega*.

Características dos primeiros tetrápodes indicam que os mesmos foram mais aquáticos do que terrestres. A principal particularidade que arremete a esta condição é a presença de uma reentrância na superfície ventral dos ossos ceratobranquiais dos primeiros tetrápodes, que constituem, em peixes, parte do aparato branquial que sustenta as brânquias. Esta reentrância acomoda uma artéria importante, responsável por levar o sangue às brânquias dos peixes. Dessa forma a presença de uma estrutura similar em *Acanthostega* e *Ichthyostega*, é um bom indício de que estes tetrápodes apresentavam brânquias internas, semelhantes àquelas dos ancestrais piscianos. Outro indicativo das brânquias internas é a presença de uma lâmina pós-branquial na margem cranial do cleitro, que, se você se recorda da aula sobre o sistema esquelético em anatomia comparada, forma parte da cintura escapular. Nos peixes, esta estrutura sustenta a parede caudal da câmara opercular. Assim os primeiros tetrápodes foram, provavelmente, animais capazes de respiração aquática similar a dos peixes, mas que ao mesmo tempo tinham também pulmões como seus ancestrais, os peixes pulmonados.

Outra característica inesperada para os representantes de Tetrapoda do período Devoniano foi a polidactilia, membros com mais de cinco dígitos. Não sei se você já prestou atenção, mas grande parte dos tetrápodes viventes possui membros pentadáctilos, condição essa considerada derivada e não mais ancestral, como no passado. Das formas do Devoniano têm-se informações de que *Achanthostega* possuía oito dedos em seus membros craniais e caudais, *Ichthyostega*, sete dígitos em seu membro posterior (o membro anterior não é conhecido) e *Turlepeton* com seis dedos. Estas informações acabam por gerar confusões no que diz respeito às supostas homologias entre os ossos das nadadeiras dos sarcopterígeos e das mãos e pés dos tetrápodes. Porém estes dados corroboram com as predições baseadas em estudos embrionários direcionados ao desenvolvimento dos ossos dos membros.

Figura 22. Reconstituição dos membros de alguns tetrápodes.

Mas você deve estar com aquela pulga atrás da orelha. Vimos que os primeiros tetrápodes foram animais com membros desenvolvidos e com outras características que levam a crer que eram capazes de locomoção em terra, mas que, ao mesmo tempo, retiveram brânquias que funcionariam apenas na água. Como esses animais evoluíram então na água?

Devemos partir do princípio de que as características dos tetrápodes não evoluíram por que algum dia seria útil para animais que vivessem na terra. Não existem "pré-adaptações". Pelo contrário, estas características evoluíram porque eram vantajosas para os animais que ainda estavam vivendo na água.

Os peixes conhecidos como elpistostegídeos atingiam até um metro de comprimento, possuíam corpos relativamente pesados, focinhos longos e com dentes grandes. Eles possivelmente respiravam o oxigênio atmosférico, nadando até a superfície para inalar o ar, ou se apoiando sobre suas nadadeiras peitorais, em águas rasas, elevando suas cabeças até a superfície. As nadadeiras lobadas, neste caso, devem ter sido úteis para um andar lento e cuidadoso em regiões de vegetação densa, no fundo das lagoas ou outros corpos d'água, semelhante ao que os peixes-sapo fazem hoje. As nadadeiras peitorais dos peixes-sapo são muito parecidas com os membros dos tetrápodes, sendo utilizadas para andar sobre o substrato. Uma análise da locomoção destes animais revelou que eles se movimentam de dois modos, semelhantemente aos tetrápodes, um andar e um galope lento.

Modificado de: images.google.com

Peixe sapo.

Mas por que viver em um ambiente terrestre? Que tipo de vantagens os primeiros tetrápodes teriam para deixarem a água e assumirem uma vida terrestre? A teoria clássica da evolução dos tetrápodes sugere que, durante o Devoniano, foram comuns secas sazonais. Dessa forma, peixes presos em poças rasas durante as estações secas estavam condenados, a não ser que a próxima estação chuvosa começasse antes que a poça estivesse completamente seca. Como já relatado, algumas espécies de peixes pulmonados lidam com situações semelhantes, estivando na lama até o retorno das chuvas. É possível que alguns sarcopterígeos conseguissem, por meio de adaptações de suas nadadeiras, rastejar de poços secos, passando pela terra, e chegar a locais ainda com água. Uma pergunta surge então daí. Será que este tipo de comportamento, após milhões de anos, poderia gerar uma linhagem que apresentasse um aumento na habilidade à superfície? Mas ainda, se um peixe fosse capaz de se mover de um local seco para outro com água, não seria mais fácil continuar como peixe? Com certeza outros elementos estavam presentes neste período que conduziram a evolução para a forma terrestre.

Girinos de várias espécies de anfíbios e jovens de peixes costumam se agregar em águas rasas de forma a escapar da atenção de grandes peixes predadores, os quais são mais restritos a águas profundas. Pode ser que juvenis de *Achanthostega* e *Ichthyostega* se comportassem também dessa forma no Devoniano, buscando escapar de seus predadores.

Modificado de: farm1.static.flickr.com

Girinos aglomerados.

Alternativamente os primeiros tetrápodes deveriam ter algum tipo de comportamento dispersivo semelhante ao que muitos vertebrados atuais têm, saindo de seu local de nascimento para colonizar habitats "adultos" disponíveis. Os primeiros tetrápodes eram animais relativamente grandes, dessa forma, o menor tamanho do corpo do jovem poderia simplificar muito as dificuldades de sustentação, de locomoção e respiração na transição de um habitat aquático para um terrestre. Essas adaptações comportamentais e morfológicas à vida na terra podem ser observadas em várias espécies de peixes atuais, como "mudskippers", "climbing perches" e peixes gatos andarilhos, os quais executam extensivas excursões em terra, podendo inclusive escalar árvores e capturar alimento em terra.

Mudskippers.

Varias mudanças anatômicas observadas na transição entre os peixes e os tetrápodes podem ser consideradas adaptativas à vida em habitats de águas rasas. Entre elas temos desde os membros com dedos, que podem ter sido úteis para navegar entre a vegetação de fundo, o desenvolvimento de tornozelos e punhos, que podem aumentar a habilidade de manipulação e a articulação da cintura pélvica, à coluna vertebral, que pode dar suporte para a captura do alimento sob a água. O desenvolvimento de um pescoço distinto (com perda dos ossos operculares e uma articulação especializada entre o crânio e a coluna vertebral) pode estar relacionado ao levantamento

do focinho fora da água para respirar o ar, e um focinho mais longo e achatado poderia ser usado aqui, semelhante ao que é visto em alguns peixes atuais que tomam ar na superfície.

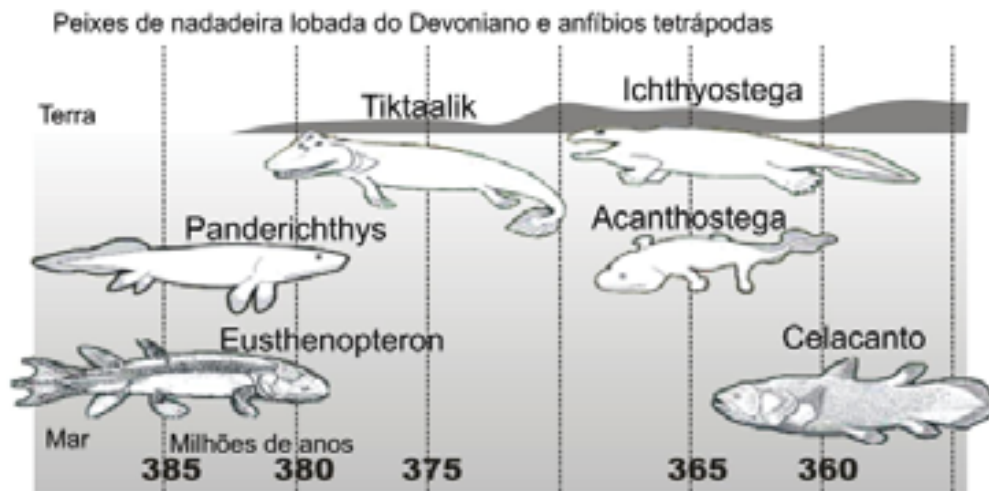
Resumidamente é provável que as pressões geradas por competidores e predadores no ambiente aquático possam ter contribuído para a saída destes animais da água para a terra. Se você se recorda, o período Devoniano é conhecido também como a Idade dos Peixes, visto a grande diversidade desses animais nesta época. Ao contrário do ambiente aquático, o terrestre estava vago e tinha muito a ser explorado. Não existiam vertebrados terrestres que pudessem competir por recursos, ou mesmo predadores especializados neste grupo, que acabava de chegar a terra. Uma enormidade de nichos vagos estava presente, prontinhos para serem ocupados pelos primeiros tetrápodes.

Modificado de: ppne.co.uk

Reconstituição de um evento de predação no Período Devoniano.

Os tetrápodes do Devoniano tinham de 0,5 a 1,2 metros de comprimento e apresentavam formas bastante variadas, o que vem demonstrar a diversificação de nichos ocupados, em um período relativamente curto, com cerca de sete milhões de anos após sua aparição. *Tulerpeton* e *Hynerpeton* parecem ter sido mais terrestres do que *Acanthostega* e o *Ichthyostega*. Entretanto, independente dos caracteres terrestres, *Ichthyostega* tem uma região da orelha que parece indicar especializações para audição subaquática, análoga àquela vista em certos peixes teleósteos. Os pés de *Ichthyostega* lembram mais as nadadeiras de uma foca do que as encontradas nos peixes. Em contraste,

os membros do *Acanthostega* são menos especializados. Talvez *Ichthyostega* represente um animal de uma linhagem mais terrestre que era secundariamente especializada para o modo de vida mais aquático.

No início do Carbonífero os tetrápodes se dividiram em duas linhagens distintas: os Batracomorfos (incluindo os Temnospondyli, o maior e mais duradouro grupo de Tetrapoda anamniota primitivo e extinto) e os Reptilomorfos, linhagem que contém uma ampla gama de animais anamniotas e amniotas. A primeira linhagem deu origem aos atuais anfíbios (Lissamphibia), já a segunda, aos amniotas viventes (répteis, aves e mamíferos).

CONCLUSÃO

Diante do exposto até aqui, podemos dizer que depois de estabelecidas as condições mínimas (e.g. temperaturas mais amenas, níveis de oxigênio mais altos e de CO_2 mais baixo, alimento abundante) para que um vertebrado chegasse a um ambiente terrestre, pressões geradas por competidores e predadores provavelmente foram a força propulsora para que estes animais deixassem o ambiente aquático. Como o ambiente terrestre provavelmente tinha, neste período, alimento abundante e ausência de predadores e competidores, formas com adaptações suficientes que permitisse a sobrevida em terra foram beneficiadas e aumentaram em número. Para isso, modificações na morfologia, fisiologia e comportamento foram necessárias e contribuíram para a diversidade de formas que encontramos atualmente neste grupo.

RESUMO

Os representantes da superclasse Tetrapoda são caracterizados pela presença de apêndices pares distintos e modificados em membros, porção proximal dos apêndices com osso único e dois ossos na porção distal e cintura peitoral não ligada ao crânio. Os primeiros tetrápodes derivaram dos peixes sarcopterígeos no final do período Devoniano, há pouco mais de 360 milhões de anos. Este período é caracterizado por uma grande diversificação da fauna e da flora. Dentre os Sarcopterygii, os Dipnoi são considerados os mais aparentados ao grupo conhecido como Tetrapoda. Os primeiros tetrápodes foram animais mais aquáticos do que terrestres, capazes de respiração na água similar a dos peixes, mas que, ao mesmo tempo, tinham também pulmões como seus ancestrais, os peixes pulmonados. É provável que as pressões geradas por competidores e predadores no ambiente aquático possam ter contribuído para a saída destes animais da água para a terra. Ao contrário do ambiente aquático, o terrestre possuía uma enormidade de nichos vagos, prontos para serem ocupados. Não existiam vertebrados terrestres que pudessem competir por recursos, ou mesmo predadores especializados no grupo, o que pode ter favorecido a sobrevida em terra dos primeiros tetrápodes.

ATIVIDADES

Como foi visto várias modificações ocorreram até que os primeiros tetrápodes conseguissem se adaptar às condições terrestres. Pensando nisso realize uma pesquisa em livros, revistas e sites relacionados ao assunto. Anote o maior número de informações e a partir delas elabore um quadro comparativo contendo as principais modificações encontradas nos vertebrados na transição água-terra. Na primeira coluna do quadro deve conter o período em que as modificações ocorreram, estruturas mais importantes que foram se modificando e que permitiram a permanência desses animais na terra. Acrescentar uma coluna para cada um dos fósseis mais importantes nessa transição. Ver exemplo abaixo.

	Eusthernopteron	Panderichthys	Etc..
Período			
Forma do crânio			
Posição dos olhos			
Etc...			

Recentemente foi descoberto mais um fóssil importante nesta transição dos vertebrados da água para os ambientes terrestres que não foi incluído no presente texto. O nome dado a esta espécie foi *Ventastega curonica*. Baseado em bibliografia especializada elabore um texto contendo as principais características desta espécie de forma a complementar as informações.

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula estudaremos o primeiro grupo de Tetrapoda com representantes viventes, os anfíbios. Serão abordados aspectos taxonômicos, comportamentais e ecológicos do grupo.

AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo, verifique se realmente entendeu o panorama em que os primeiros tetrápodes surgiram, bem como as principais modificações que os seus ancestrais peixes passaram nesta transição da água para terra.

REFERÊNCIAS

AHLBERG, P. E. & JOHANSON, Z. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. Nature. 395:792-794. 1998.
AHLBERG, P. E. & CLACK, J. A. A firm step from water to land. Nature. 440:747-749. 2006.
BENTON, M. J. Paleontologia dos Vertebrados. Atneneu Editora. São Paulo. 445pp. 2008.
CARROLL, R. Early land vertebrates. Nature. 418:35-36. 2002.
CLACK, J. A. Na early tetrapod from 'Romer's Gap'. Nature. 418:72-76. 2002.
CLACK, J. A. The emergence of early tetrapds. PALAEO. 1-23. 2005.
CLACK, J. A.; AHLBERG, P. E.; FINNEY, S. M.; ALONSO, P. D.; ROBINSON J. & KETCHAM. A uniquely specialized ear in a very early tetrapod. Nature. 425:65-69. 2003.
DAESCHLER, E. B.; SHUBIN, N. H. & JENKINS-Jr., F. A. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. Nature. 440:757-763. 2006.
DOWNS, J. P.; DAESCHLER, E. B.; JENKINS Jr., F. A. & SHUBIN, N. H. The cranial endoeskeleton of Tiktaalik roseae. Nature. 455:925-929. 2008.
HILDEBRAND, M. & GOSLOW- JR, G.E. Análise da estrutura dos ver-

tebrados. 2 ed. São Paulo, Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2006.
HÖFLING, E.; OLIVEIRA, A. M. S.; TRAJANO, E. & ROCHA, P. L. B. Chordata. São Paulo. Editora Universidade de São Paulo. 1995.
KARDONG, Kennet K. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 4 ed. Boston: McGraw-Hill, 2006.
LEBEDEV. O. A. Fins made for walking. Nature. 390:21-22. 1997.
POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2008.
SHUBIN, N. H.; DAESCHLER, E. B. & JENKINS-Jr., F. A. The pectoral fino f Tiktaalik roseae and the origino f the tetrapod limb. Nature. 440:764-771. 2006.
ZHU, M. & YU, X. A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish. Nature. 418:767-770. 2002.